Pêches et Océans Canada | Fisheries and Oceans Canada
Sciences | Science

Secrétariat canadien de consultation scientifique (SCCS)

Document de recherche 2014/078

Région du Québec

Estimation empirique du taux instantané de mortalité naturelle (M) du maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) des sous-régions 3 et 4 de l'OPANO

François Grégoire et Ian McQuinn

Pêches et Océans Canada
Institut Maurice-Lamontagne
850, Route de la Mer
Mont-Joli (Québec)
G5H 3Z4

Octobre 2014

Canada

Avant-propos

La présente série documente les fondements scientifiques des évaluations des ressources et des écosystèmes aquatiques du Canada. Elle traite des problèmes courants selon les échéanciers dictés. Les documents qu'elle contient ne doivent pas être considérés comme des énoncés définitifs sur les sujets traités, mais plutôt comme des rapports d'étape sur les études en cours.

Les documents de recherche sont publiés dans la langue officielle utilisée dans le manuscrit envoyé au Secrétariat.

Publié par :

Pêches et Océans Canada
Secrétariat canadien de consultation scientifique
200, rue Kent
Ottawa (Ontario) K1A 0E6

http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/
csas-sccs@dfo-mpo.gc.ca

© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, 2014
ISSN 2292-4272

La présente publication doit être citée comme suit :

Grégoire, F. et McQuinn, I. 2014. Estimation empirique du taux instantané de mortalité naturelle (M) du maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) des sous-régions 3 et 4 de l'OPANO. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2014/078. v + 25 p.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ iv
ABSTRACT v
1. INTRODUCTION 1
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES 1
2.1. MÉTHODES INDÉPENDANTES DE LA LONGUEUR 1
2.1.1. Effort reproducteur 1
2.1.2. Croissance 2
2.1.3. Longévité 2
2.1.4. Maturité 3
2.2. MÉTHODES DÉPENDANTES DE LA LONGUEUR 3
2.3. ANALYSE DES DONNÉES 3
3. RÉSULTATS 4
4. DISCUSSION ET CONCLUSION 4
5. REMERCIEMENTS 6
6. RÉFÉRENCES 6
TABLEAUX 10
FIGURES 17
ANNEXE 23

RÉSUMÉ

Dans cette étude, plusieurs relations empiriques ont été utilisées pour obtenir des estimations des taux instantanés de mortalité naturelle (M) chez le maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) des sous-régions 3–4 de l'OPANO. Ces relations, tirées de la littérature, sont basées principalement sur l'effort reproducteur, la croissance, la longévité et la maturité. Les taux de mortalité qui ont été estimés se caractérisent par des variations et des tendances annuelles similaires. Suite à l'analyse des résultats, la relation empirique développée par Gislason *et al.* (2010) ainsi qu'une variante de celle-ci estimée par Charnov *et al.* (2013) semblent les plus appropriées pour obtenir des estimations indirectes de la mortalité naturelle de cette population. Un des avantages de l'utilisation de ces relations est la possibilité de calculer des taux spécifiques de mortalité à l'âge qui pourraient éventuellement être utilisés dans des analyses séquentielles de population (ASP).

Empirical estimation of the instantaneous rate of natural mortality (M) of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) of NAFO Subareas 3 and 4

ABSTRACT

In this study, several empirical relationships were used to obtain estimates of instantaneous rates of natural mortality (M) for the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) in NAFO Subareas 3 and 4. These relationships, taken from the literature, are mainly based on reproductive effort, growth, longevity, and maturity. Mortality rates that were estimated are characterized by similar variations and annual trends. Following the analysis of the results, the empirical relationship developed by Gislason *et al.* (2010) and a variant of this one estimated by Charnov *et al.* (2013) appear to be the most appropriate to obtain indirect estimates of the natural mortality for this population. One of the advantages using these relationships is the possibility of calculating age-specific mortality rates that could eventually be used in sequential population analyses (SPA).

1. INTRODUCTION

La mortalité naturelle est un paramètre très important en dynamique des populations de poissons (Beverton et Holt 1993). Elle est associée à la prédation, la compétition, le cannibalisme, les maladies, le stress causé par la ponte ou par des facteurs environnementaux, le jeûne et la sénescence (Beverton et Holt 1993). Elle est aussi l'un des paramètres les plus difficiles à estimer (Vetter 1988, Quinn et Deriso 1999) et parmi les moins bien compris (Tanasichuk 2000). En évaluation de stocks des poissons marins, une valeur unique de mortalité naturelle est souvent attribuée à tous les groupes d'âge ce qui peut entrainer des biais importants dans les estimations de mortalité par la pêche, d'abondance, de recrutement et des captures projetées (Vetter 1988, Bradford et Peterman 1989, Hilborn et Walters 1992, Mertz et Myers 1997, Cubillos *et al.* 1999).

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour estimer la mortalité naturelle des poissons marins (Vetter 1988, McQuinn *et al.* 1990, Quinn et Deriso 1999, Guy et Brown 2007, Pardo *et al.* 2012). Certaines de ces méthodes ont été développées à partir de données de capture, d'abondance et de prise par unité d'effort (Chapman et Robson 1960, Ricker 1980, Paloheimo 1980). La mortalité naturelle a été estimée directement dans des modèles d'évaluation de stocks (Fournier *et al.* 1998, Chouinard *et al.* 2003, Grégoire et Fréchet 2005, Lee *et al.* 2011), à l'aide de paramètres biologiques comme la croissance, la longévité (Beverton et Holt 1959, Holt 1962, Beverton 1963, Alverson et Carney 1975, Hoenig 1983, Roff 1984, Charnov 1993, Jensen 1996, Quinn et Deriso 1999, Hewitt et Hoenig 2005, Zhang et Megrey 2006), la maturité (Rikhter et Efanov 1976, Jensen 1996) et l'effort reproducteur (Gunderson 1980, Gunderson et Dygert 1988, Gunderson 1997). Des estimations de mortalité naturelle ont aussi été produites à partir de données de marquage (Chapman 1961, Hearn *et al.* 1998, Hampton 2000, Frusher et Hoenig 2001, Hightower *et al.* 2001, Latour *et al.* 2003, Pollock *et al.* 2004) et de prédation dans des modèles multi-spécifiques et écosystémiques (Andersen et Ursin 1977, Helgason et Gislason 1979, Majkowski 1982, Sparholt 1990). Toutes ces méthodes se caractérisent par des estimations de mortalité associées à tous les poissons d'une espèce ou d'un stock (Lorenzen 1996, Cook 2004, Gislason *et al.* 2010). Plusieurs de ces méthodes nécessitent l'acquisition de données qui sont parfois difficiles à récolter ou la collecte d'un très grand nombre de données d'où l'utilisation fréquente de relations empiriques déjà existantes pour obtenir des estimations indirectes de la mortalité naturelle d'une espèce (Gislason *et al.* 2010).

L'objectif de la présente étude était de comparer et d'évaluer diverses relations empiriques retrouvées dans la littérature pour obtenir des estimations indirectes du taux de mortalité naturelle du maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) des sous-régions 3 et 4 de l'OPANO.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données biologiques utilisées dans cette étude proviennent de l'analyse des échantillons de la pêche commerciale récoltés entre 1973 et 2011. La mortalité naturelle a été estimée à l'aide de 14 relations empiriques basées sur l'effort reproducteur, la croissance, la longévité, la maturité et la longueur (Tableau 1). Ces relations sont décrites brièvement dans les sections suivantes.

2.1. MÉTHODES INDÉPENDANTES DE LA LONGUEUR

2.1.1. Effort reproducteur

Gunderson (1980) a établi une relation entre l'effort reproducteur, exprimé par l'indice gonado-somatique (IGS), et la mortalité naturelle (M) à partir des données biologiques provenant de 10

espèces de poisson. Cette relation a été mise à jour par Gunderson et Dygert (1988) dans une seconde étude à partir des données provenant de 20 espèces. Finalement, dans une dernière étude, Gunderson (1997) propose la relation suivante :

(1) $M = 1{,}79\, IGS$

Cette relation est basée sur les données biologiques provenant de 28 espèces incluant le maquereau bleu du Nord-Est de l'Atlantique.

Dans la présente étude, l'indice gonado-somatique a été calculé à partir du poids des gonades de stade de maturité cinq. À ce stade de maturité, qui précède de peu la ponte, le poids des gonades est à son maximum.

2.1.2. Croissance

Dans son étude, Jensen (1996) a développé une relation entre la mortalité naturelle et la croissance en maximisant le compromis entre la survie et la fécondité. En appliquant cette approche aux données de Pauly (1980) (175 espèces), Jensen (1996) a obtenu la relation suivante :

(2) $M = 1{,}60\, K$

où K est l'un des paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy (Ricker 1980). Jensen (1996) a aussi démontré que cette relation était basée sur des considérations écologiques.

2.1.3. Longévité

Des estimations de la mortalité naturelle ont été obtenues à partir de trois relations basées sur l'âge maximal (t_{max}) observé. Ces relations tirées de Hoenig (1983), Quinn et Deriso (1999) et Hewitt et Hoenig (2005) sont définies, respectivement, de la façon suivante :

(3) $Ln(M) = 1{,}46 - 1{,}01\, Ln(t_{max})$

(4) $M = 3/t_{max}$

(5) $M = 4{,}22/t_{max}$

Cubillos *et al.* (1999) ont défini t_{max} comme étant t_0 - 3/K où t_0 et K sont deux des paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy. Pour la présente étude, ces paramètres de même que $L\infty$ ont été estimés à l'aide d'une approche statistique bayésienne. La mortalité naturelle a de nouveau été estimée par les trois relations précédentes en utilisant l'âge maximal défini par Cubillos *et al.* (1999).

Alverson et Carney (1975) ont défini une relation entre l'âge où une cohorte atteint sa biomasse maximale (t_{mb}) et la mortalité naturelle par l'équation suivante :

(6) $M = \dfrac{3K}{(e^{Kt_{mb}} - 1)}$

où t_{mb} = 0,38 t_{max} (âge maximal observé).

Zhang et Megrey (2006) ont plutôt défini t_{mb} comme étant 0,302 t_{max} (âge maximal observé) et la relation entre t_{mb} et la mortalité naturelle par la relation suivante :

(7) $M = \dfrac{BK}{\left(e^{K(t_{mb} - t_0)} - 1\right)}$

où B est l'exposant de la relation entre le poids somatique (g) et la longueur (mm).

2.1.4. Maturité

L'âge à la maturité sexuelle (a_{mat}) a été défini par Jensen (1996) comme étant le rapport entre le log(3) et K et la relation entre ce paramètre et la mortalité naturelle par:

$$(8)\ M = 1{,}65/a_{mat}$$

Pour leur part, Rikhter et Efanov (1976) ont défini l'âge à la maturité ("*massive maturation*") comme étant celui où la proportion de poissons matures est de plus de 50 % et la relation entre ce paramètre et la mortalité naturelle par :

$$(9)\ M = \frac{1{,}521}{a_{mat}^{0{,}720}} - 0{,}155$$

Dans la présente étude, l'âge à la maturité utilisé est celui où la proportion de poissons matures à l'âge est de 100 %. Cette définition est celle qui se rapproche le plus de l'âge à la maturité défini par Rikhter et Efanov (1976).

2.2. MÉTHODES DÉPENDANTES DE LA LONGUEUR

Gislason *et al.* (2010) ont estimé la mortalité naturelle à partir des paramètres K et L∞ (cm) du modèle de croissance de von Bertalanffy et de la longueur L (cm) des poissons. Leur relation s'exprime comme suit :

$$(10)\ Ln(M) = 0{,}55 - 1{,}61\ Ln(L) + 1{,}44\ Ln(L\infty) + Ln(K)$$

Cette relation a été produite à partir des données provenant de plusieurs études. Elle permet de calculer une valeur de M en fonction de la longueur des poissons.

Charnov *et al.* (2013) ont cependant modifié la relation précédente en raison de la difficulté à donner une justification biologique à ces paramètres et à bien estimer la mortalité pour les faibles tailles des plus grandes espèces de poissons (Pardo *et al.* 2012). La relation de Charnov *et al.* (2013) s'exprime comme suit :

$$(11)\ M = \left[\frac{L}{L\infty}\right]^{-1{,}5} x\ K$$

où L et L∞ sont exprimées en cm.

Il existe d'autres relations dépendantes de la longueur (Chen et Watanable 1989) ou du poids (Peterson et Wroblewski 1984, McGurd 1986, Lorenzen 1996) qui n'ont pas été examinées dans le cadre de la présente étude.

2.3. ANALYSE DES DONNÉES

Les valeurs des paramètres utilisés dans les relations précédentes sont présentées au Tableau 2. Pour chaque relation, les estimations de mortalité naturelle ont été comparées aux moyennes respectives de la période 1973-2011. La fonction de lissage "*loess*" (n=1000, étendue=0,15) a été utilisée pour décrire la tendance annuelle qui se dégage des estimations de toutes les relations. Cette fonction a été produite à l'aide du langage R (version 3.0.1) (R Development Core Team 2008) et de la librairie ggplot2 (Wickham 2009). Des statistiques descriptives ont été calculées sur les valeurs produites par cette fonction. En plus des valeurs annuelles, les relations de Gislason *et al.* (2010) et de Charnov *et al.* (2013) ont été employées pour calculer les mortalités naturelles moyennes à l'âge à partir des longueurs correspondantes.

3. RÉSULTATS

Pour chacune des relations empiriques, des variations annuelles parfois très importantes dans les estimations de mortalité naturelle ont été observées (Figure 1). Les estimations de plusieurs de ces relations présentent des tendances similaires. Les relations de Hoenig (1983), Quinn et Deriso (1999) et Hewitt et Hoenig (2005) basées sur l'âge maximal observé présentent une hausse de M à partir du début des années 2000 avec des valeurs se situant au-dessus de la limite supérieure de la moyenne (1973–2011) entre 2002 et 2010 (Figure 1). Les mortalités annuelles moyennes associées à ces trois relations sont respectivement de 0,313, 0,224 et 0,315 (Tableau 3). Des patrons de variations différents mais similaires entre eux ont été observés pour les autres relations (Figure 1). Ces dernières se caractérisent par d'importantes variations annuelles qui se sont produites sur de courtes périodes de temps. Malgré ces tendances similaires, certaines relations présentent des écarts importants entre les estimations de la mortalité. Par exemple, la mortalité annuelle moyenne est de 1,113 pour la relation de Jensen (1996) utilisant a_{mat} par rapport à 0,125 et 0,154 pour les relations de Zhang et Megrey (2006) et d'Alverson et Carney (1975), respectivement (Tableau 3). Les mortalités annuelles obtenues à partir des relations de Gislason *et al.* (2010) et Charnov *et al.* (2013) sont de 0,403 et 0,426 comparativement à des mortalités variant entre 0,416 et 0,586 pour les autres relations. La relation de Gunderson (1997) présente très peu de variations annuelles contrairement à celle de Rikhter et Efanov (1976) (Figure 1). Les mortalités moyennes associées à ces deux relations sont respectivement de 0,223 et 0,539.

La fonction de lissage met en évidence les variations annuelles des estimations de mortalité naturelle produites par les différentes relations empiriques (Figure 2A). La moyenne annuelle des mortalités associées à cette fonction est de 0,423 avec un minimum et un maximum de 0,220 et 0,736. Les résidus associés à la fonction de lissage ne sont pas distribués normalement (Figure 2B) et n'indiquent pas d'homogénéité des variances (Figure 2C). Des tendances identiques (Figure 3A) mais un meilleur ajustement (Figures 3B et 3C) est obtenu en excluant les estimations de M de la relation de Jensen (1996) basée sur a_{mat}. La mortalité moyenne associée à cette seconde fonction de lissage est de 0,368 avec un minimum et un maximum de 0,204 et 0,599.

Les estimations de mortalité à l'âge obtenues par les relations de Gislason *et al.* (2010) et Charnov *et al.* (2013) sont plus élevées chez les jeunes groupes d'âge (Tableaux 4 et 5; Figures 4A et 5A). Pour la relation de Gislason *et al.* (2010), les estimations moyennes aux âges 1, 2 et 3 sont respectivement de 0,636, 0,472 et 0,408 (Tableau 4). Pour les autres groupes d'âge, les mortalités moyennes varient de 0,375 à 0,302. Les estimations moyennes aux âges 1, 2 et 3 obtenues par la relation de Charnov *et al.* (2013) sont respectivement de 0,652, 0,494 et 0,432 et varient entre 0,399 et 0,326 pour les autres groupes d'âge (Tableau 5). Les mortalités par groupe d'âge ont aussi varié au cours des ans. Par exemple, elles étaient plus élevées dans les années 1970 et 1980 (Figures 4B et 5B).

4. DISCUSSION ET CONCLUSION

La similitude des tendances annuelles produites par les relations d'Hoenig (1983), Quinn et Deriso (1999) et Hewitt et Hoenig (2005) peut s'expliquer par le fait que ces dernières sont basées sur le même paramètre, soit l'âge maximal observé (t_{max}). La relation de Gunderson (1997) a produit une tendance unique car elle est la seule relation basée sur l'indice gonado-somatique tout comme celle de Rikhter et Efanov (1976) dont le paramètre de base est l'âge où 100 % des poissons sont matures. Les similitudes entre les autres relations pourraient s'expliquer parce que ces dernières utilisent toutes le paramètre K du modèle de croissance de von Bertalanffy. Ce paramètre est le seul utilisé dans la relation de Jensen (1996). Il est utilisé

avec t_0 dans les relations de Hoenig (1983), Quinn et Deriso (1999) et Hewitt et Hoenig (2005) et avec $t_{max}= t_0-3/K$ et t_{mb} pour les relations de Cubillos *et al.* (1999) et d'Alverson et Carney (1975). Finalement, K est utilisé avec les paramètres t_{mb}, t_0 et B dans la relation de Zhang et Megrey (2006) et avec l'âge à la maturité (log(3)/K) dans la seconde relation de Jensen (1996).

L'âge maximal observé est relié à la précision des lectures chez les vieux poissons. Il est aussi relié au taux d'exploitation et à la présence ou non de poissons âgés dans un stock. Une sous-estimation de l'âge réel maximal pourrait donc entrainer des biais dans les estimations de mortalité des relations qui sont basées ce paramètre. La relation produite par Rikhter et Efanov (1976) débute à l'âge deux puisque 50 % et plus des poissons utilisés dans leur étude avaient déjà atteint la maturité à cet âge. Chez le maquereau, une telle relation ne peut être utilisée car la proportion de poissons matures à l'âge varie d'une année à l'autre (Grégoire *et al.* 2013). Cette relation doit aussi être utilisée avec prudence puisque la mortalité naturelle qu'ils ont estimée à l'âge deux ne correspond pas à la valeur présentée à la Figure 2 de leur document.

Malgré des tendances similaires, les relations basées sur le paramètre K présentent des différences annuelles importantes. Les estimations les plus élevées proviennent de la relation de Jensen (1996) basée sur l'âge à la maturité. Selon ces estimations, une cohorte disparaîtrait complètement en absence de pêche après seulement quatre années (Tableau 6). À l'opposé, les relations d'Alverson et Carley (1975) et de Zhang et Megrey (2006) indiqueraient de très faibles taux de mortalité naturelle. En absence de pêche, il pourrait s'écouler jusqu'à plus de 35 ans avant qu'une cohorte ne disparaisse complètement ce qui est beaucoup plus élevé que l'âge maximal observé du maquereau. La longévité des cohortes obtenue à partir des autres relations varierait de 8 à 26 ans. Les relations de Gislason *et al.* (2010) et Charnov *et al.* (2013) donneraient des résultats intermédiaires et verraient une cohorte disparaître après une période d'environ 10 ans ce qui se rapproche de l'âge moyen observé chez le maquereau (Tableau 2). De plus, ces relations sont les seules permettant de calculer des mortalités naturelles spécifiques à la longueur des poissons.

Compte tenu des résultats précédents et en absence de mesures directes de M pour la population de maquereau des sous-régions 3 et 4 de l'OPANO, l'utilisation des relations de Gislason *et al.* (2010) et Charnov *et al.* (2013) semblent les plus appropriées pour obtenir des estimations indirectes de la mortalité naturelle de cette population. Cependant, diverses autres relations dépendantes de la taille des poissons pourraient éventuellement être examinées. Par exemple, Chen et Watanabe (1989), Peterson et Wroblewski (1984) et Lorenzen (1996) ont présenté des relations permettant de calculer M en fonction de la longueur ou du poids des poissons. Tout comme pour l'évaluation du taux moyen de mortalité naturelle à partir d'une fonction de lissage pour les relations indépendantes de la longueur, des estimations du taux moyen de mortalité à l'âge à partir de plusieurs relations dépendantes de la longueur/masse pourraient être obtenues à partir d'une approche similaire.

Des estimations de taux de mortalité spécifiques à l'âge obtenues à partir des relations dépendantes de la longueur pourraient être utilisées dans une analyse séquentielle de population (ASP) ce qui s'avèrerait plus adéquat que l'emploi d'une valeur fixe de M pour tous les âges et toutes les années. Cependant, les paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy devraient être déterminés non pas sur une base annuelle comme dans le cas présent mais pour chaque cohorte. L'Annexe 1 présente les mortalités naturelles à l'âge calculées par cohorte de même qu'une approche qui permettrait de compléter les estimations de mortalité pour les âges non recrutés des cohortes récentes.

5. REMERCIEMENTS

De très sincères remerciements sont exprimés à l'égard d'Yvan Lambert et de Stéphane Plourde pour la révision de ce document.

6. RÉFÉRENCES

Alverson, D. L. et Carney, M. J. 1975. A graphic review of the growth and decay of population cohorts. J. Cons. Explor. Mer. 36: 133–143.

Andersen, K. P. et Ursin, E. 1977. A multispecies extension of the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders. 7: 319–435.

Beverton, R. J. H. 1963. Maturation, growth and mortality of clupeid and engraulid stocks in relation to fishing. Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer. 154: 44–67.

Beverton, R. J. H. et Holt, S. J. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and the relation to growth and other physiological characteristics. Ciba Found. Colloq. Ageing. 5: 142–177.

Beverton, R. J. H. et Holt, S. J. 1993. On the dynamics of exploited fish populations. Chapman and Hall. New York, NY. 533 pp.

Bradford, M. J. et Peterman, R. M. 1989. Incorrect parameter values used in virtual population analysis (VPA) generate spurious time trends in reconstructed abundances. Can. Sp. Pub. Fish. Aquat. Sci. 108: 87–99.

Chapman, D. G. et Robson, D. S. 1960. The analysis of a catch curve. Biometrics 16: 354–368.

Chapman, D. G. 1961. Statistical problems in dynamics of exploited fisheries populations. *In*: 4th Berkley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, California, pp. 153–168.

Charnov, E. 1993. Life history invariants. Oxford University Press, New York, NY. 167 pp.

Charnov, E. L., Gislason, H. et Pope, J. G. 2013. Evolutionary assembly rules for fish life histories. Fish and Fisheries 14: 213–224.

Chen, S. et Watanabe, S. 1989. Age dependence of natural mortality coefficient in fish population dynamics. Nippon Suisan Gakkaishi 55: 205–208.

Chouinard, G. A., Swain, D. P., Curie, L., Poirier, G. A., Rondeau, A., Benoît, H., Hurlbut, T. et Daigle, D. 2003. Assessment of the southern Gulf of St. Lawrence cod stock, February 2003. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2003/015. 116 pp.

Cook, R. M. 2004. Estimation of the age-specific rate of natural mortality for Shetland sandeels. ICES J. Mar. Sci. 61: 159–164.

Cubillos, L. A., Alarcon, R. et Brante, A. 1999. Empirical estimates of natural mortality for the Chilean hake (*Merluccius gayi*): evaluation of precision. Fish. Res. 42: 147–153.

Fournier, D. A., Hampton, J. et Sibert, J. R., 1998. MULTIFAN-CL: a length-based, age structured model for fisheries stock assessment, with application to South Pacific albacore, *Thunnus alalunga*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 2105–2116.

Frusher, S. D. et Hoenig, J. M. 2001. Estimating natural and fishing mortality and tag reporting rate of southern rock lobster (*Jasus edwardsii*) from a multiyear tagging model. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 2490–2501.

Gislason, H., Daan, N., Rice, J. C. et Pope, J. G. 2010. Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish. Fish and Fisheries. 11: 149–158.

Grégoire, F. et Fréchet, A. 2005. Calculation of Northern Gulf of St. Lawrence cod (*Gadus morhua*) natural mortality for the 1990 to 2004 period. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2005/019. 22 pp.

Grégoire, F., Beaulieu, J.-L., Gendron, M.-H., et Lévesque, I. 2013. Le maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) des sous-régions 3 et 4 de l'OPANO en 2011. Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2013/049. vi + 131 p.

Gunderson, D. R. 1980. Using r-K selection theory to predict natural mortality. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 2266–2271.

Gunderson, D. R. 1997. Trade-off between reproductive effort and adult survival in oviparous and viviparous fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54: 990–998.

Gunderson, D. R. et Dygert, P. H. 1988. Reproductive effort as a predictor of natural mortality rate. J. Cons. int. Explor. Mer. 44: 200–209.

Guy, C. S. et Brown, M. L. (eds). 2007. Analysis and interpretation of freshwater fisheries data. American Fisheries Society, Berthesda, Maryland. USA. 961 pp.

Hampton, J. 2000. Natural mortality rates in tropical tunas: size really does matter. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57: 1002–1010.

Hearn, W. S., Pollock, K. H. et Brooks, E. N. 1998. Pre- and post-season tagging models: estimation of reporting rate and fishing and natural mortality rates. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 199–205.

Helgason, T. et Gislason, H. 1979. VPA-analysis with species interaction due to predation. ICES Document, CM 1979/G: 52.

Hewitt, D. A. et Hoenig, J. M. 2005. Comparison of two approaches for estimating natural mortality based on longevity. Fish. Bull. 103: 433–437.

Hightower, J. E., Jackson, J. R. et Pollok, K. H. 2001. Use of telemetry methods to estimate natural and fishing mortality of striped bass in Lake Gaston, North Carolina. Trans. Am. Fish. Soc. 130: 557–567.

Hilborn, R. et Walters, C. J. 1992. Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty. Chapman and Hall. New York, NY. 570 pp.

Hoenig, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. Fish. Bull. 82: 898–903.

Holt, S. J. 1962. The application of comparative population studies to fisheries biology: an exploration. pp: 51–69 *In*: The exploitation of natural animal populations. Edited by E. D. LeCren and M. W. Holdgate. John Wiley & Sons. New York, NY. 383 pp.

Jensen, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 820–822.

Latour, R. J., Hoenig, J. M., Hepworth, D. A. et Frusher, S. D. 2003. A novel tag-recovery model with two size classes for estimating fishing and natural mortality, with implications for the southern rock lobster (*Jasus edwardsii*) in Tasmania, Australia. ICES J. Mar. Sci. 60: 1075–1085.

Lee, H-H., Maunder, M. N., Piner, K. R. et Methot, R. D. 2011. Estimating natural mortality within a fisheries stock assessment model: An evaluation using simulation analysis based on twelve stock assessments. Fish. Res. 109: 89–94.

Lorenzen, K. 1996. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. J. Fish. Biol. 49: 627–647.

Majkowski, J. 1982. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management. *In*: Pauly, D., Murphy, G. I. (Eds.), Theory and Management of Tropical Fisheries. International Center for Living Aquatic Resources Management, ICLARM Conference Proceedings 9. Manila, pp. 149–165.

McGurk, M. D. 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. Mar. Ecol. Prog. Ser. 34: 227–242.

McQuinn, I. H., Cleary, L. et O'Boyle, R. N. 1990. Estimation de la mortalité naturelle, pp: 441–464 *In*: Méthodes d'évaluation des stocks halieutiques (Volume 1). Édité par J.-C. Brêthes et R. N. O'Boyle. Projet CIEO-86C060, Centre international d'exploitation des océans, Halifax (Nouvelle-Écosse, Canada), 963 pp.

Mertz, G. et Myers, R. A. 1997. Influence of errors in natural mortality estimates in cohort analysis. Can. J. Fish. Sci. 54: 1608–1612.

Paloheimo, J. E. 1980. Estimations of mortality rates in fish populations. Trans. Am. Fish. Soc. 4: 378–386.

Pardo, S. A., Cooper, A. B. et Dulvy, N. K. 2012. Critical review and analysis of existing risk-based techniques for determining sustainable mortality levels of bycatch species. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2012/014. iv + 30 p.

Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer. 39: 175–192.

Peterson, I. et Wroblewski, J. S.1984. Mortality rates of fishes in the pelagic ecosystem. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1117–1120.

Pollock, K. H., Jiang, H. H. et Hightower, J. E. 2004. Combining telemetry and fisheries tagging models to estimate fishing and natural mortality rates. Trans. Am. Fish. Soc. 133: 639–648.

Quinn, II., T. J. et Deriso, R. B. 1999. Quantitative fish dynamics. Oxford University Press. New York, NY. 560 pp.

R Development Core Team. 2008. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.

Ricker, W. E. 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. Bull. Fish. Res. Board Can. 191F: 409 pp.

Rikhter, V. A. et Efanov, V. N. 1976. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish population. ICNAF Res. Doc. 76/VI/8. 12 pp.

Roff, D. A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 989–1000.

Sparholt, H. 1990. Improved estimates of the natural mortality rates of nine commercially important fish species included in the North Sea Multispecies VPA model. J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer. 46: 211–223.

Tanasichuk, R. W. 2000. Age-specific natural mortality rates of adult Pacific herring (*Clupea pallasi*) from southern British Columbia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57: 2258–2266.

Vetter, E. F. 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. Fishery Bulletin 86: 25–43.

Wickham, H. 2009. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer User R! Springer, New York, NY. USA. 212 pp.

Zhang, C-I. et Megrey, B. A. 2006. A revised Alverson and Carney model for estimating the instantaneous rate of natural mortality. Trans. Am. Fish. Soc. 135: 620–633.

TABLEAUX

Tableau 1. Relations empiriques utilisées dans la présente étude pour le calcul de la mortalité naturelle du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO pour la période 1973-2011.

TYPE DE RELATION		RÉFÉRENCE	RELATION
MÉTHODES INDÉPENDANTES DE LA LONGUEUR			
Effort reproducteur			
- Indice gonado-somatique (IGS)	1.	Gunderson (1997)	M = 1.79 IGS
Croissance			
- K du modèle de croissance de von Bertalanffy (Ricker 1980)	2.	Jensen (1996)	M = 1.60 K
Longévité			
- Âge maximal (t_{max}) observé et calculé selon Cubilos *et al.* (1999)	3 et 6.	Hoenig (1983)	ln (M) = 1.46 – 1.01 x Ln (t_{max})
	4 et 7.	Quinn et Deriso (1999)	M = $3/t_{max}$
	5 et 8.	Hewitt et Hoenig (2005)	M = $4.22/t_{max}$
- Âge où une cohorte atteint sa biomasse maximale (t_{mb}) avec K et t_0 du modèle de croissance de von Bertalanffy et B de la relation entre le poids somatique et la longueur	9.	Alverson et Carney (1975)	M= $3K/(e^{K t_{mb}}-1)$ où $t_{mb}=0.38\ t_{max}$
	10.	Zhang et Megrey (2006)	M= $BK/(e^{K(t_{mb}-t0)}-1)$ où $t_{mb}=0.302\ t_{max}$
Maturité			
- Âge à la maturité (a_{mat})	11.	Jensen (1996)	M = $1.65/a_{mat}$
	12.	Rikhter et Efanov (1976)	M = $(1.521/a_{mat}^{0.720}) – 0.155$
MÉTHODES DÉPENDANTES DE LA LONGUEUR			
Longueur (L) par poisson			
- Avec les paramètres K et L_∞ (cm) du modèle de croissance de von Bertalanffy déterminés par une approche statistique bayésienne	13.	Gislason *et al.* (2010)	Ln(M) = 0.55 – 1.61 Ln(L) + 1.44 Ln($L\infty$) + Ln (K)
	14.	Charnov *et al.* (2013)	M = $(L/L\infty)^{-1.5}$ K

Tableau 2. Paramètres utilisés pour le calcul de la mortalité naturelle (M) du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO à l'aide des relations empiriques utilisées dans cette étude pour la période 1973-2011. L'indice gonado-somatique (IGS), les paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy (K, t_0, L_∞), l'âge maximal observé (t_{max}) ou estimé selon Cubilos et al. (1999), l'âge où une cohorte atteint sa biomasse maximale (t_{mb}), la valeur de la pente de la relation poids-longueur (B) et l'âge à la maturité sexuelle (a_{mat}) sont présentés pour chaque année.

ANNÉE	IGS	K	t_0	L_∞ (cm)	t_{max}		t_{mb}		B	a_{mat}	
					OBSERVÉ	CUBILOS *et al.* (1999)	ALVERSON et CARNEY (1975)	ZHANG et MEGREY (2006)		JENSEN(1996)	100 %
1973	-	0.276	-2.125	38.523	16	8.748	6.08	4.832	3.210	1.729	-
1974	11.467	0.222	-3.560	40.944	17	9.971	6.46	5.134	3.139	2.152	7.196
1975	11.682	0.296	-2.344	40.574	16	7.794	6.08	4.832	3.098	1.612	2.820
1976	12.246	0.302	-2.538	39.637	14	7.386	5.32	4.228	3.123	1.578	3.241
1977	12.882	0.443	-1.044	38.639	15	5.726	5.70	4.530	2.846	1.077	2.631
1978	12.312	0.425	-1.139	38.846	18	5.916	6.84	5.436	2.659	1.122	2.903
1979	12.335	0.323	-2.139	39.684	16	7.143	6.08	4.832	3.076	1.476	6.588
1980	13.397	0.182	-5.544	42.168	15	10.940	5.70	4.530	2.603	2.622	2.219
1981	12.747	0.684	-0.462	39.007	15	3.925	5.70	4.530	2.844	0.698	-
1982	11.438	0.734	-0.265	39.653	15	3.821	5.70	4.530	2.674	0.650	1.929
1983	11.471	0.518	-1.116	40.624	16	4.680	6.08	4.832	3.135	0.922	5.497
1984	11.416	0.422	-1.180	41.231	17	5.927	6.46	5.134	3.108	1.130	3.001
1985	12.064	0.288	-2.136	42.431	16	8.270	6.08	4.832	3.139	1.655	3.092
1986	13.586	0.191	-4.060	44.065	13	11.630	4.94	3.926	3.356	2.495	-
1987	10.606	0.150	-5.355	45.738	15	14.712	5.70	4.530	3.336	3.191	3.816
1988	12.863	0.133	-6.725	46.067	14	15.798	5.32	4.228	3.428	3.582	-
1989	13.906	0.475	-1.284	39.026	16	5.029	6.08	4.832	3.398	1.004	1.950
1990	11.477	0.353	-2.159	40.378	15	6.342	5.70	4.530	3.295	1.352	-
1991	10.967	0.273	-3.109	41.471	15	7.872	5.70	4.530	3.405	1.746	2.786
1992	11.215	0.292	-2.542	40.775	18	7.722	6.84	5.436	3.275	1.632	-
1993	12.440	0.235	-3.506	41.152	15	9.255	5.70	4.530	3.294	2.029	-
1994	11.383	0.198	-4.810	41.721	14	10.350	5.32	4.228	3.261	2.411	-
1995	11.438	0.269	-3.326	40.126	13	7.814	4.94	3.926	3.361	1.772	3.666
1996	12.009	0.305	-2.706	40.162	15	7.121	5.70	4.530	3.350	1.563	3.463
1997	12.207	0.341	-2.292	40.069	15	6.514	5.70	4.530	3.208	1.400	-
1998	11.488	0.343	-1.995	40.736	16	6.760	6.08	4.832	3.215	1.392	2.405
1999	11.725	0.316	-2.115	40.995	13	7.394	4.94	3.926	3.412	1.512	3.063
2000	12.824	0.275	-2.615	41.805	14	8.290	5.32	4.228	3.085	1.734	2.937
2001	12.814	0.298	-2.227	41.476	13	7.857	4.94	3.926	3.321	1.604	2.706
2002	12.616	0.209	-3.217	44.012	12	11.130	4.56	3.624	3.160	2.282	2.444
2003	13.794	0.155	-4.830	45.817	9	14.588	3.42	2.718	3.261	3.088	2.383
2004	12.424	0.285	-2.691	39.934	9	7.821	3.42	2.718	3.244	1.672	2.780
2005	14.438	0.324	-2.126	39.022	11	7.142	4.18	3.322	3.324	1.474	3.442
2006	14.406	0.339	-2.428	38.413	9	6.424	3.42	2.718	3.305	1.408	3.213
2007	13.630	0.309	-2.602	39.268	10	7.094	3.80	3.020	3.407	1.542	2.436
2008	13.800	0.306	-2.766	39.029	10	7.032	3.80	3.020	3.373	1.558	3.220
2009	12.282	0.349	-2.356	38.484	10	6.240	3.80	3.020	3.294	1.367	2.534
2010	13.285	0.462	-1.723	37.429	11	4.772	4.18	3.322	3.318	1.033	3.003
2011	14.268	0.253	-3.350	40.657	12	8.522	4.56	3.624	3.315	1.888	3.255
Moy. :	**12.456**	**0.322**	**-2.680**	**40.764**	**14**	**7.986**	**5.291**	**4.205**	**3.196**	**1.696**	**3.221**
É.-T.	**1.022**	**0.127**	**1.375**	**2.073**	**2.517**	**2.753**	**0.957**	**0.760**	**0.211**	**0.645**	**1.201**

Tableau 3. Estimations annuelles de la mortalité naturelle (M) du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO à l'aide des relations empiriques utilisées dans cette étude pour la période 1973-2011.

ANNÉE	GUNDERSON (1997)	JENSEN (1996) (M=1.6K)	HOENIG (1983)		QUINN et DERISO (1999)		HEWITT et HOENIG (2005)	
			(t_{max} = âge max. observé)	(t_{max} = t0 - 3/K)	(t_{max} = âge max. observé)	(t_{max} = t0 - 3/K)	(t_{max} = âge max. observé)	(t_{max} = t0 - 3/K)
1973	-	0.441	0.262	0.482	0.188	0.343	0.264	0.482
1974	0.205	0.355	0.246	0.422	0.176	0.301	0.248	0.423
1975	0.209	0.473	0.262	0.541	0.188	0.385	0.264	0.541
1976	0.219	0.484	0.300	0.571	0.214	0.406	0.301	0.571
1977	0.231	0.709	0.279	0.739	0.200	0.524	0.281	0.737
1978	0.220	0.680	0.232	0.715	0.167	0.507	0.234	0.713
1979	0.221	0.517	0.262	0.591	0.188	0.420	0.264	0.591
1980	0.240	0.291	0.279	0.384	0.200	0.274	0.281	0.386
1981	0.228	1.094	0.279	1.082	0.200	0.764	0.281	1.075
1982	0.205	1.175	0.279	1.112	0.200	0.785	0.281	1.104
1983	0.205	0.828	0.262	0.906	0.188	0.641	0.264	0.902
1984	0.204	0.675	0.246	0.714	0.176	0.506	0.248	0.712
1985	0.216	0.461	0.262	0.510	0.188	0.363	0.264	0.510
1986	0.243	0.306	0.323	0.361	0.231	0.258	0.325	0.363
1987	0.190	0.239	0.279	0.285	0.200	0.204	0.281	0.287
1988	0.230	0.213	0.300	0.266	0.214	0.190	0.301	0.267
1989	0.249	0.760	0.262	0.843	0.188	0.597	0.264	0.839
1990	0.205	0.565	0.279	0.667	0.200	0.473	0.281	0.665
1991	0.196	0.437	0.279	0.536	0.200	0.381	0.281	0.536
1992	0.201	0.468	0.232	0.546	0.167	0.389	0.234	0.547
1993	0.223	0.376	0.279	0.455	0.200	0.324	0.281	0.456
1994	0.204	0.317	0.300	0.406	0.214	0.290	0.301	0.408
1995	0.205	0.431	0.323	0.540	0.231	0.384	0.325	0.540
1996	0.215	0.488	0.279	0.593	0.200	0.421	0.281	0.593
1997	0.218	0.545	0.279	0.649	0.200	0.461	0.281	0.648
1998	0.206	0.548	0.262	0.625	0.188	0.444	0.264	0.624
1999	0.210	0.505	0.323	0.571	0.231	0.406	0.325	0.571
2000	0.230	0.440	0.300	0.509	0.214	0.362	0.301	0.509
2001	0.229	0.476	0.323	0.537	0.231	0.382	0.325	0.537
2002	0.226	0.335	0.350	0.378	0.250	0.270	0.352	0.379
2003	0.247	0.247	0.468	0.287	0.333	0.206	0.469	0.289
2004	0.222	0.457	0.468	0.539	0.333	0.384	0.469	0.540
2005	0.258	0.518	0.382	0.591	0.273	0.420	0.384	0.591
2006	0.258	0.542	0.468	0.658	0.333	0.467	0.469	0.657
2007	0.244	0.495	0.421	0.595	0.300	0.423	0.422	0.595
2008	0.247	0.490	0.421	0.601	0.300	0.427	0.422	0.600
2009	0.220	0.558	0.421	0.678	0.300	0.481	0.422	0.676
2010	0.238	0.739	0.382	0.888	0.273	0.629	0.384	0.884
2011	0.255	0.404	0.350	0.495	0.250	0.352	0.352	0.495
Moy. :	**0.223**	**0.515**	**0.313**	**0.586**	**0.224**	**0.416**	**0.315**	**0.586**
É.-T.	**0.018**	**0.204**	**0.067**	**0.192**	**0.048**	**0.135**	**0.067**	**0.190**

Tableau 3. (Suite).

ANNÉE	ALVERSON et CARNEY (1975)	ZHANG et MEGREY (2006)	JENSEN(1996) (a_{max})	RIKHTER et EFANOV (1976)	GISLASON *et al.* (2010)	CHARNOV *et al.* (2013)
1973	0.118	0.108	0.954	-	0.339	0.357
1974	0.094	0.071	0.767	0.212	0.284	0.300
1975	0.124	0.106	1.023	0.566	0.392	0.413
1976	0.146	0.116	1.045	0.497	0.394	0.415
1977	0.169	0.164	1.532	0.603	0.604	0.631
1978	0.135	0.125	1.470	0.551	0.522	0.549
1979	0.131	0.115	1.118	0.236	0.374	0.397
1980	0.094	0.043	0.629	0.702	0.222	0.237
1981	0.199	0.219	2.365	-	0.700	0.748
1982	0.202	0.218	2.539	0.793	0.846	0.896
1983	0.169	0.181	1.790	0.291	0.571	0.610
1984	0.143	0.152	1.460	0.534	0.535	0.568
1985	0.122	0.109	0.997	0.520	0.386	0.410
1986	0.115	0.074	0.661	-	0.259	0.277
1987	0.080	0.048	0.517	0.425	0.212	0.227
1988	0.079	0.040	0.461	-	0.172	0.186
1989	0.162	0.183	1.643	0.786	0.541	0.573
1990	0.149	0.137	1.220	-	0.397	0.423
1991	0.126	0.103	0.945	0.572	0.310	0.332
1992	0.107	0.099	1.011	-	0.344	0.366
1993	0.114	0.084	0.813	-	0.285	0.296
1994	0.108	0.064	0.684	-	0.241	0.257
1995	0.148	0.107	0.931	0.442	0.328	0.348
1996	0.136	0.116	1.056	0.467	0.368	0.390
1997	0.146	0.127	1.178	-	0.427	0.451
1998	0.136	0.128	1.185	0.654	0.416	0.442
1999	0.164	0.148	1.091	0.524	0.413	0.437
2000	0.137	0.106	0.951	0.545	0.384	0.405
2001	0.158	0.136	1.029	0.588	0.423	0.445
2002	0.136	0.089	0.723	0.644	0.312	0.330
2003	0.155	0.065	0.534	0.659	0.251	0.266
2004	0.241	0.149	0.987	0.574	0.388	0.408
2005	0.203	0.165	1.119	0.470	0.432	0.453
2006	0.268	0.180	1.172	0.501	0.438	0.459
2007	0.222	0.158	1.070	0.646	0.395	0.416
2008	0.221	0.151	1.059	0.500	0.406	0.426
2009	0.239	0.174	1.207	0.624	0.481	0.502
2010	0.246	0.219	1.597	0.534	0.548	0.576
2011	0.156	0.105	0.874	0.495	0.374	0.392
Moy. :	**0.154**	**0.125**	**1.113**	**0.539**	**0.403**	**0.426**
É.-T.	**0.047**	**0.047**	**0.440**	**0.134**	**0.135**	**0.142**

Tableau 4. Matrice des mortalités naturelles à l'âge du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO calculées selon la relation de Gislason et al. (2010). Pour une année donnée, les mortalités à l'âge sont associées à différentes cohortes.

ANNÉE	ÂGE									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1973	0.733	0.508	0.396	0.355	0.325	0.310	0.304	0.290	0.276	0.258
1974	0.441	0.371	0.310	0.289	0.263	0.253	0.249	0.237	0.221	0.216
1975	0.587	0.465	0.394	0.360	0.328	0.318	0.310	0.300	0.289	0.278
1976	0.559	0.451	0.395	0.353	0.337	0.316	0.310	0.303	0.296	0.292
1977	0.976	0.655	0.554	0.508	0.471	0.451	0.434	0.422	0.414	0.405
1978	1.023	0.632	0.518	0.488	0.463	0.434	0.414	0.400	0.392	0.386
1979	0.635	0.498	0.401	0.371	0.358	0.344	0.331	0.313	0.308	0.303
1980	0.400	0.265	0.252	0.229	0.213	0.208	0.202	0.194	0.185	0.181
1981	1.585	0.814	0.744	0.720	0.676	0.657	0.648	0.631	0.609	0.597
1982	1.636	0.936	0.794	0.755	0.714	0.690	0.693	0.681	0.676	0.661
1983	0.943	0.686	0.584	0.539	0.523	0.507	0.485	0.482	0.486	0.477
1984	0.917	0.637	0.532	0.462	0.429	0.418	0.416	0.399	0.397	0.398
1985	0.612	0.403	0.407	0.355	0.327	0.300	0.292	0.288	0.282	0.279
1986	0.416	0.320	0.261	0.261	0.240	0.221	0.199	0.198	0.190	0.194
1987	0.310	0.261	0.230	0.209	0.203	0.186	0.173	0.163	0.157	0.156
1988	0.285	0.216	0.200	0.187	0.178	0.171	0.158	0.149	0.144	0.142
1989	0.877	0.653	0.540	0.516	0.488	0.461	0.463	0.435	0.414	0.389
1990	0.564	0.515	0.436	0.389	0.370	0.361	0.352	0.345	0.329	0.325
1991	0.479	0.397	0.357	0.322	0.299	0.289	0.281	0.271	0.270	0.256
1992	0.565	0.442	0.375	0.352	0.328	0.309	0.302	0.288	0.287	0.283
1993	0.448	0.367	0.321	0.290	0.277	0.260	0.248	0.241	0.234	0.234
1994	0.343	0.285	0.269	0.245	0.226	0.227	0.214	0.203	0.198	0.199
1995	0.478	0.380	0.339	0.321	0.304	0.281	0.280	0.269	0.258	0.248
1996	0.548	0.439	0.379	0.348	0.339	0.325	0.308	0.303	0.290	0.284
1997	0.611	0.480	0.423	0.384	0.364	0.357	0.345	0.322	0.325	0.316
1998	0.639	0.516	0.439	0.393	0.368	0.354	0.340	0.340	0.330	0.325
1999	0.600	0.500	0.419	0.372	0.345	0.331	0.314	0.315	0.311	0.312
2000	0.544	0.423	0.381	0.340	0.310	0.293	0.281	0.271	0.274	0.276
2001	0.591	0.476	0.395	0.368	0.337	0.317	0.303	0.298	0.286	0.282
2002	0.446	0.377	0.323	0.282	0.265	0.246	0.236	0.228	0.221	0.225
2003	0.336	0.277	0.256	0.231	0.209	0.195	0.189	0.182	0.174	0.174
2004	0.541	0.430	0.377	0.352	0.323	0.300	0.286	0.279	0.264	0.264
2005	0.630	0.499	0.421	0.384	0.366	0.341	0.325	0.315	0.303	0.314
2006	0.588	0.472	0.417	0.393	0.370	0.355	0.335	0.322	0.322	0.302
2007	0.545	0.453	0.391	0.363	0.338	0.324	0.317	0.305	0.296	0.289
2008	0.527	0.438	0.388	0.354	0.336	0.317	0.316	0.313	0.293	0.274
2009	0.598	0.482	0.430	0.397	0.364	0.356	0.339	0.336	0.313	0.322
2010	0.803	0.594	0.529	0.490	0.470	0.443	0.437	0.426	0.423	0.421
2011	0.453	0.393	0.336	0.308	0.285	0.275	0.259	0.260	0.256	0.252
Moy. :	**0.636**	**0.472**	**0.408**	**0.375**	**0.352**	**0.336**	**0.325**	**0.316**	**0.308**	**0.302**
É.-T. :	**0.291**	**0.148**	**0.124**	**0.119**	**0.113**	**0.112**	**0.112**	**0.110**	**0.109**	**0.106**

Tableau 5. Matrice des mortalités naturelles à l'âge du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO calculées selon la relation de Charnov et al. (2013). Pour une année donnée, les mortalités à l'âge sont associées à différentes cohortes.

ANNÉE	ÂGE									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1973	0.732	0.520	0.412	0.373	0.343	0.328	0.322	0.309	0.295	0.276
1974	0.453	0.386	0.327	0.306	0.280	0.271	0.267	0.254	0.238	0.234
1975	0.603	0.485	0.416	0.383	0.350	0.341	0.333	0.322	0.311	0.300
1976	0.575	0.471	0.417	0.375	0.359	0.338	0.332	0.325	0.318	0.314
1977	0.988	0.681	0.583	0.538	0.502	0.481	0.464	0.452	0.444	0.435
1978	1.028	0.657	0.547	0.517	0.492	0.463	0.444	0.429	0.421	0.415
1979	0.651	0.518	0.424	0.394	0.382	0.368	0.355	0.337	0.332	0.327
1980	0.411	0.279	0.267	0.244	0.228	0.223	0.217	0.209	0.201	0.196
1981	1.599	0.861	0.792	0.768	0.724	0.705	0.696	0.679	0.657	0.644
1982	1.659	0.988	0.847	0.809	0.768	0.743	0.746	0.735	0.730	0.714
1983	0.975	0.725	0.623	0.579	0.563	0.547	0.525	0.522	0.526	0.516
1984	0.938	0.668	0.565	0.496	0.463	0.451	0.450	0.433	0.430	0.431
1985	0.631	0.427	0.432	0.379	0.351	0.325	0.316	0.312	0.306	0.303
1986	0.430	0.337	0.279	0.278	0.258	0.238	0.217	0.216	0.208	0.212
1987	0.324	0.276	0.245	0.224	0.219	0.202	0.188	0.178	0.172	0.171
1988	0.297	0.229	0.213	0.201	0.192	0.184	0.172	0.163	0.157	0.155
1989	0.900	0.682	0.573	0.549	0.521	0.495	0.497	0.469	0.447	0.422
1990	0.588	0.540	0.462	0.415	0.397	0.388	0.379	0.372	0.356	0.352
1991	0.498	0.419	0.379	0.344	0.320	0.311	0.303	0.293	0.292	0.278
1992	0.582	0.463	0.398	0.375	0.351	0.332	0.325	0.310	0.309	0.305
1993	0.463	0.384	0.339	0.308	0.296	0.279	0.267	0.256	0.256	0.252
1994	0.357	0.301	0.285	0.265	0.242	0.244	0.230	0.219	0.214	0.215
1995	0.494	0.399	0.359	0.341	0.324	0.301	0.300	0.290	0.278	0.268
1996	0.566	0.460	0.401	0.371	0.362	0.348	0.331	0.325	0.313	0.307
1997	0.630	0.504	0.448	0.409	0.389	0.383	0.371	0.347	0.351	0.341
1998	0.660	0.540	0.465	0.419	0.395	0.381	0.367	0.366	0.357	0.351
1999	0.620	0.522	0.443	0.397	0.370	0.356	0.339	0.340	0.335	0.336
2000	0.561	0.444	0.403	0.363	0.333	0.316	0.304	0.294	0.296	0.298
2001	0.609	0.498	0.419	0.392	0.361	0.341	0.327	0.322	0.310	0.306
2002	0.462	0.395	0.342	0.301	0.284	0.265	0.256	0.247	0.240	0.244
2003	0.349	0.292	0.271	0.246	0.225	0.211	0.203	0.197	0.189	0.189
2004	0.556	0.449	0.398	0.372	0.344	0.321	0.307	0.300	0.285	0.285
2005	0.644	0.518	0.443	0.406	0.388	0.364	0.348	0.338	0.326	0.337
2006	0.604	0.492	0.439	0.416	0.392	0.378	0.358	0.345	0.345	0.324
2007	0.561	0.472	0.412	0.384	0.359	0.346	0.339	0.327	0.318	0.311
2008	0.544	0.457	0.409	0.375	0.357	0.338	0.338	0.335	0.314	0.295
2009	0.615	0.504	0.453	0.420	0.387	0.380	0.363	0.360	0.337	0.346
2010	0.822	0.621	0.557	0.519	0.499	0.472	0.467	0.455	0.453	0.450
2011	0.469	0.411	0.355	0.328	0.304	0.295	0.278	0.280	0.275	0.271
Moy. :	**0.652**	**0.494**	**0.432**	**0.399**	**0.376**	**0.360**	**0.350**	**0.340**	**0.332**	**0.326**
É.-T.:	**0.292**	**0.155**	**0.132**	**0.127**	**0.122**	**0.119**	**0.120**	**0.118**	**0.117**	**0.114**

Tableau 6. Nombre d'années écoulées avant que ne disparaisse complètement une cohorte en absence de pêche selon les estimations de mortalité naturelle produites par les relations empiriques utilisées dans cette étude et un modèle décrivant le déclin exponentiel d'une cohorte.*

GUNDERSON (1997)	JENSEN (1996) (M=1.6K)	HOENIG (1983)		QUINN et DERISO (1999)		HEWITT et HOENIG (2005)	
		(t_{max} = âge max. observé)	(t_{max} = t0 - 3/K)	(t_{max} = âge max. observé)	(t_{max} = t0 - 3/K)	(t_{max} = âge max. observé)	(t_{max} = t0 - 3/K)
24	8	19	8	26	10	19	8

Tableau 6. (suite)

ALVERSON et CARNEY (1975)	ZHANG et MEGREY (2006)	JENSEN (1996) (a_{max})	RIKHTER et EFANOV (1976)	GISLASON *et al.* (2010)	CHARNOV *et al.* (2013)
35	38	4	11	10	10

* $N_{(t+1)} = N_t - N_t\left(1 - e^{-(M+F_t)}\right)$

FIGURES

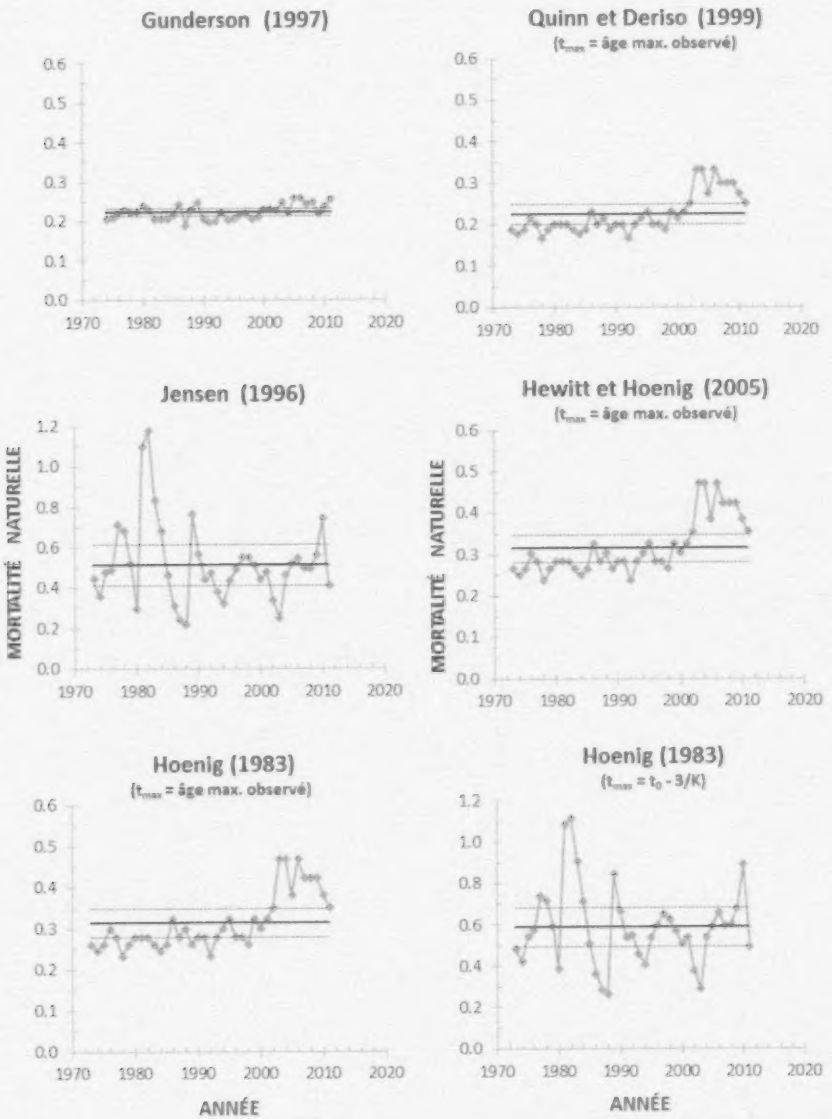


Figure 1. Estimations annuelles de la mortalité naturelle du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO à l'aide des relations empiriques utilisées dans cette étude pour la période 1973-2011. Les lignes pleines horizontales représentent les moyennes de la période 1973-2011 et les lignes pointillées les moyennes ± 0.5 × écarts-types.

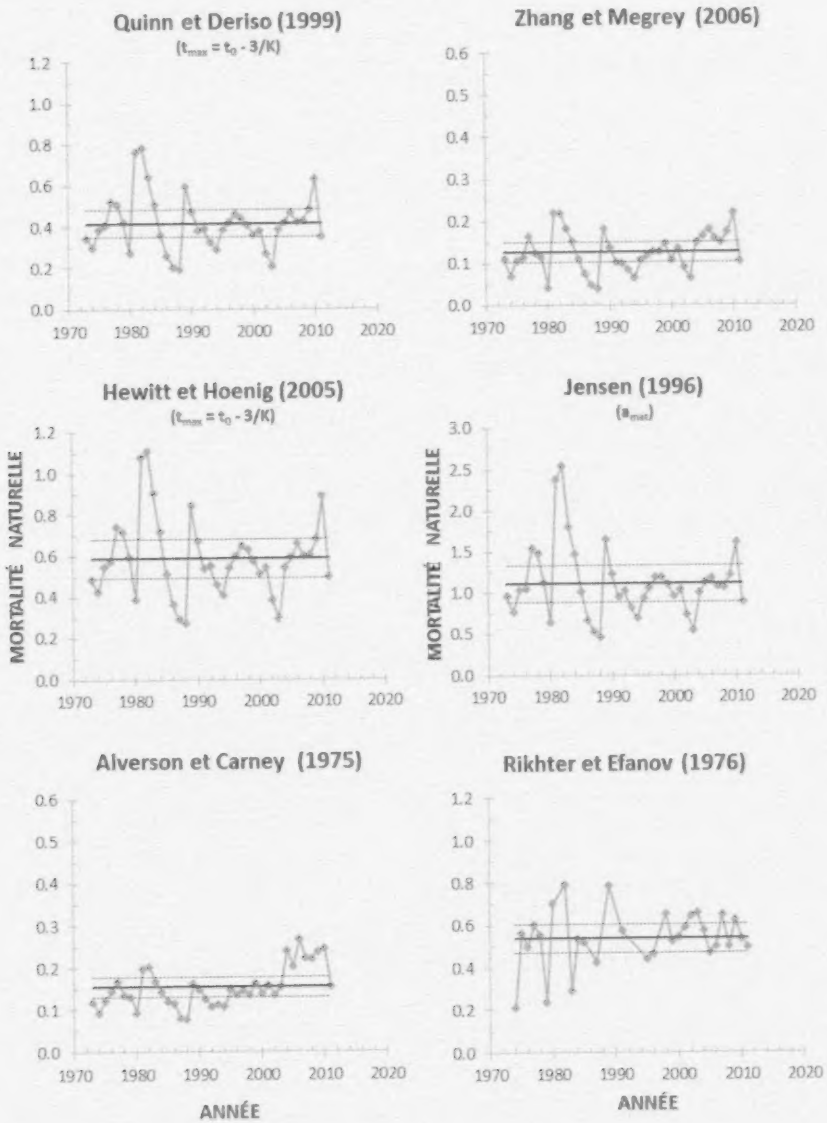


Figure 1. (Suite).

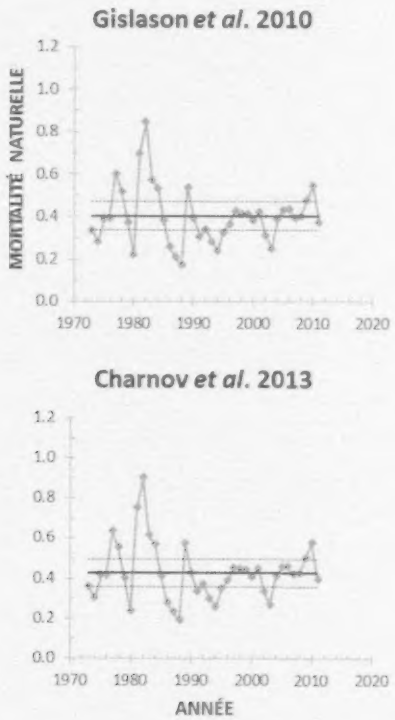


Figure 1. (Suite).

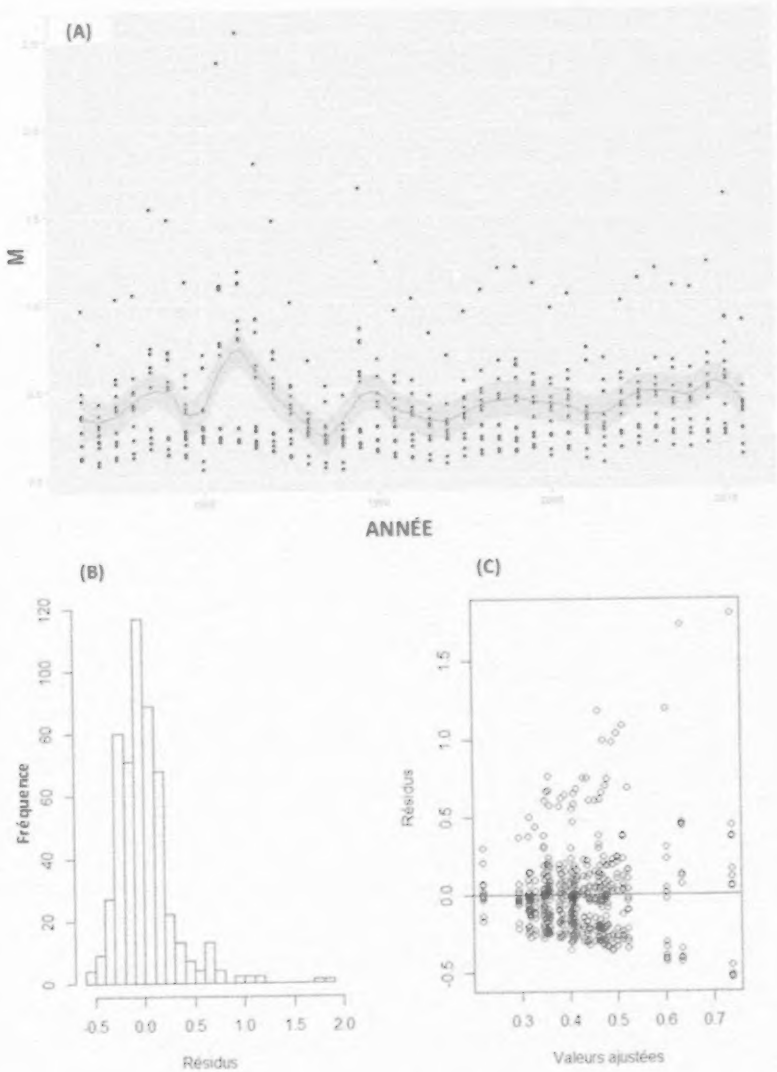


Figure 2. Estimations annuelles de la mortalité naturelle du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO à l'aide des relations empiriques utilisées dans cette étude et d'une fonction de lissage "Loess" (n=1000, étendue = 0,15) (A), patrons des valeurs résiduelles (B) et homogénéité des variances (C) du modèle.

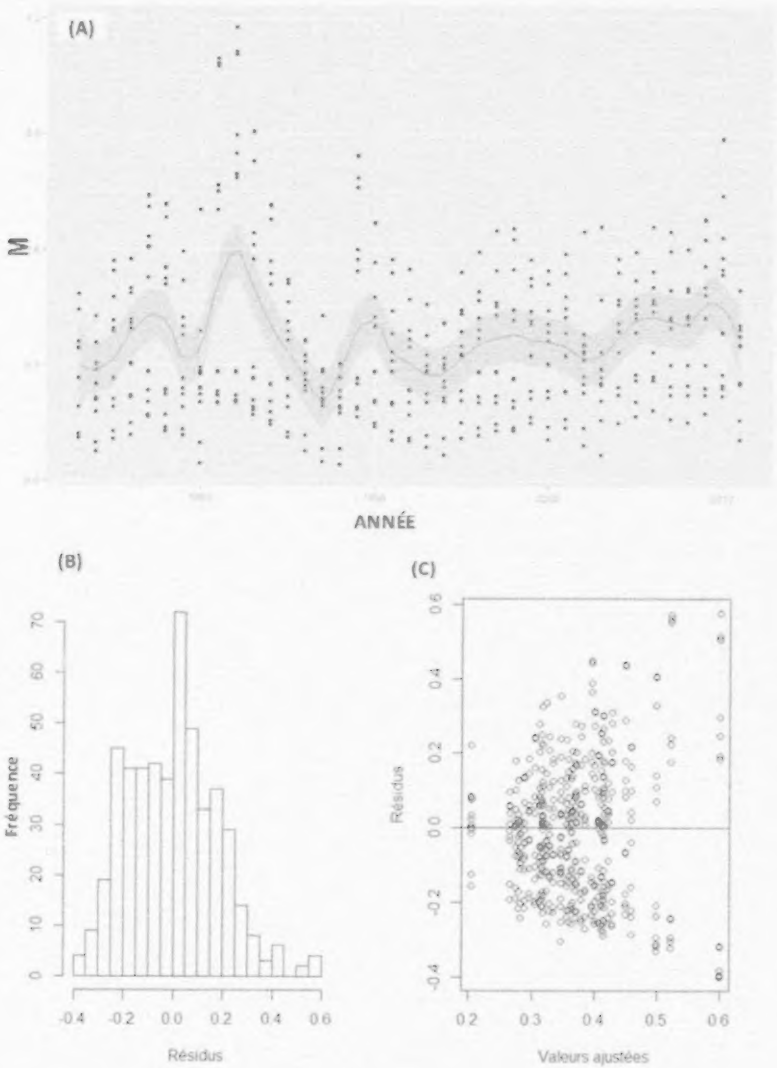


Figure 3. Estimations annuelles de la mortalité naturelle (sans les résultats de la relation de Jensen avec a_{mat}) du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO à l'aide des relations empiriques utilisées dans cette étude et d'une fonction de lissage "Loess" (n=1000, étendue = 0,15) (A), patrons des valeurs résiduelles (B) et homogénéité des variances (C) du modèle.

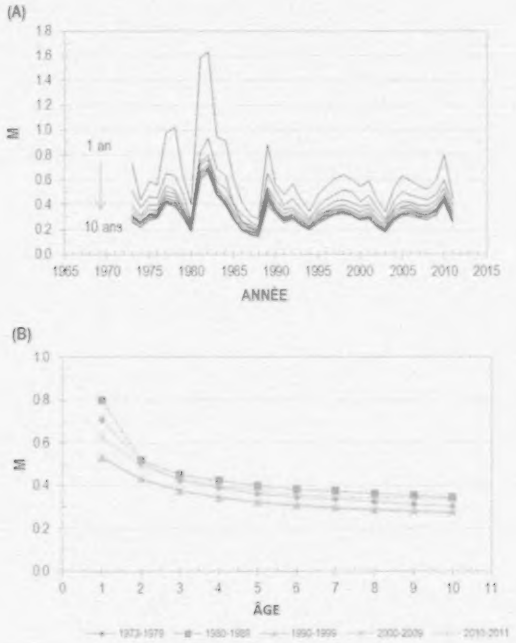


Figure 4. Méthode de Gislason et al. (2010) : (A) Estimations annuelles de la mortalité naturelle du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO par âge, et (B) par période d'années.

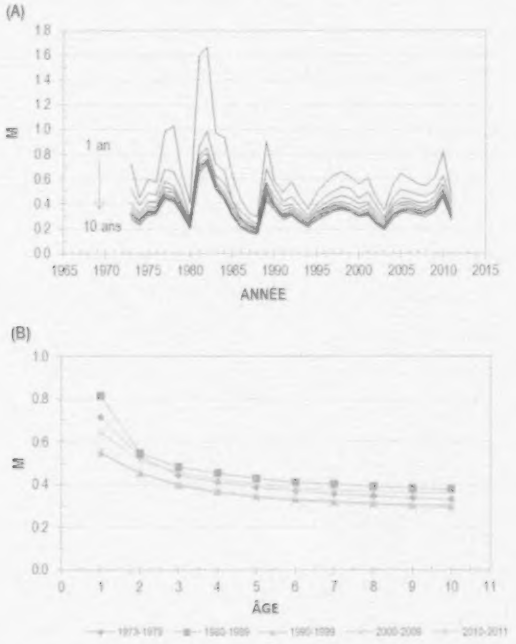
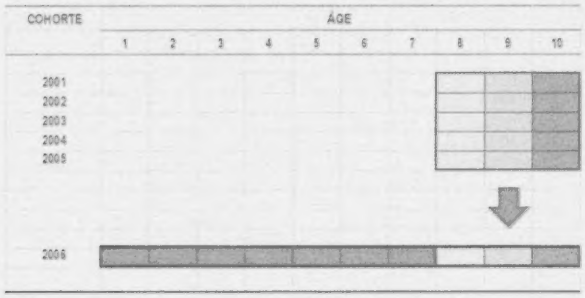


Figure 5. Méthode de Charnov et al. (2013) : (A) Estimations annuelles de la mortalité naturelle du maquereau bleu des sous-régions 3-4 de l'OPANO par âge, et (B) par période d'années.

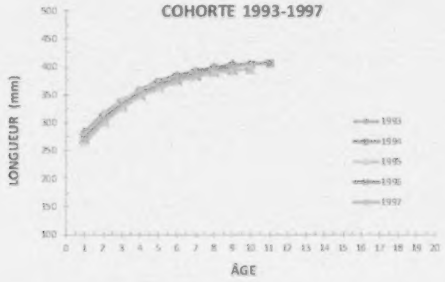
ANNEXE

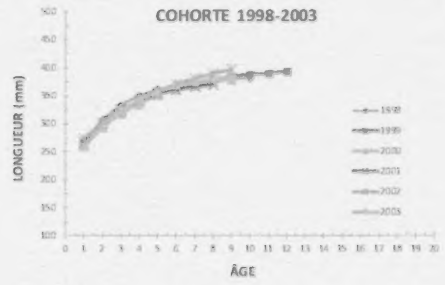
Annexe 1. Méthodologie proposée pour le calcul de la mortalité naturelle chez les cohortes non complètement recrutées à la pêche.

Dans la présente étude, les relations de Gislason *et al.* (2010) et Charnov *et al.* (2013) ont été employées pour estimer les mortalités naturelles à l'âge du maquereau à l'aide des paramètres de croissance du modèle de von Bertalanffy. Ces relations ont été appliquées annuellement sur des poissons provenant de différentes cohortes. Dans le but éventuel d'utiliser les mortalités naturelles du maquereau dans une analyse séquentielle de population (ASP), il est plutôt recommandé de calculer les mortalités à l'âge de chaque cohorte. Cependant, dans le cas présent, la cohorte 2003 est la dernière pour laquelle tous les âges (1-10) sont disponibles. Afin de compléter les estimations de mortalité à l'âge des cohortes récentes, il est suggéré de calculer les paramètres de croissance en utilisant les longueurs à l'âge des cohortes précédentes. L'exemple suivant s'applique à la cohorte 2006 pour laquelle les poissons des trois derniers groupes d'âges (8, 9 et 10) n'ont pas encore été recrutés à la pêche.



Les paramètres de croissance de cette cohorte ont été calculés à partir des longueurs à l'âge disponibles (rouge) et des longueurs aux âges 8, 9 et 10 provenant des cohortes 2001 à 2005 (vert). Comme le démontre les figures suivantes, cette façon de procéder est basée sur le fait que les longueurs moyennes à l'âge diffèrent peu d'une cohorte à l'autre.





Les deux tableaux suivants présentent les mortalités à l'âge calculées selon cette approche et les relations de Gislason *et al.* (2010) (A) et Charnov *et al.* (2013) (B). Pour les plus anciennes cohortes, les mortalités manquantes à l'âge ont été estimées à partir des valeurs moyennes des cinq années suivantes. Nous croyons que cette façon de procéder est acceptable compte tenu que cette partie de la matrice correspond à la période de convergence de l'ASP et que ces valeurs de mortalité naturelle ont peu d'impact sur l'état actuel du stock.

(A)	M - MÉTHODE DE GISLASON *ET AL.* (2010)									
ANNÉE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1968	0.653	0.467	0.389	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1969	0.653	0.467	0.389	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1970	0.653	0.467	0.389	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1971	0.653	0.467	0.389	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1972	0.653	0.467	0.389	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1973	0.843	0.467	0.389	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1974	0.578	0.487	0.389	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1975	0.585	0.463	0.392	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1976	0.564	0.454	0.399	0.356	0.332	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1977	0.696	0.467	0.395	0.363	0.349	0.313	0.300	0.287	0.280	0.273
1978	0.755	0.465	0.382	0.360	0.341	0.337	0.300	0.287	0.280	0.273
1979	0.598	0.468	0.377	0.349	0.337	0.324	0.333	0.287	0.280	0.273
1980	0.613	0.405	0.385	0.351	0.326	0.318	0.310	0.318	0.280	0.273
1981	0.723	0.371	0.339	0.328	0.308	0.300	0.296	0.288	0.303	0.273
1982	0.679	0.388	0.329	0.313	0.296	0.286	0.287	0.283	0.280	0.292
1983	0.536	0.390	0.332	0.306	0.297	0.288	0.275	0.274	0.276	0.271
1984	0.625	0.434	0.363	0.315	0.293	0.285	0.284	0.272	0.271	0.271
1985	0.587	0.386	0.390	0.340	0.313	0.288	0.280	0.276	0.270	0.267
1986	0.569	0.437	0.357	0.357	0.329	0.302	0.272	0.271	0.261	0.266
1987	0.514	0.434	0.382	0.347	0.337	0.308	0.287	0.270	0.261	0.259
1988	0.525	0.397	0.368	0.345	0.329	0.314	0.291	0.275	0.265	0.255
1989	0.575	0.427	0.354	0.338	0.320	0.303	0.304	0.285	0.271	0.255
1990	0.474	0.433	0.367	0.327	0.311	0.304	0.296	0.290	0.277	0.273
1991	0.500	0.415	0.373	0.336	0.312	0.302	0.294	0.284	0.282	0.267
1992	0.565	0.442	0.376	0.352	0.328	0.310	0.303	0.288	0.287	0.283
1993	0.550	0.451	0.394	0.355	0.340	0.320	0.305	0.296	0.287	0.287
1994	0.491	0.408	0.385	0.356	0.323	0.325	0.306	0.290	0.283	0.285
1995	0.532	0.422	0.377	0.356	0.338	0.312	0.311	0.299	0.287	0.275
1996	0.537	0.430	0.371	0.341	0.332	0.318	0.302	0.296	0.284	0.278
1997	0.538	0.423	0.372	0.338	0.320	0.315	0.304	0.283	0.286	0.278
1998	0.546	0.441	0.375	0.336	0.315	0.303	0.291	0.290	0.282	0.278
1999	0.552	0.460	0.386	0.343	0.317	0.305	0.289	0.290	0.286	0.287
2000	0.558	0.434	0.391	0.349	0.318	0.301	0.288	0.278	0.281	0.283
2001	0.567	0.457	0.379	0.353	0.323	0.304	0.290	0.286	0.274	0.271
2002	0.559	0.472	0.404	0.353	0.332	0.308	0.296	0.286	0.277	0.282
2003	0.537	0.444	0.409	0.369	0.335	0.312	0.301	0.291	0.278	0.292
2004	0.571	0.454	0.399	0.372	0.341	0.317	0.302	0.294	0.279	0.298
2005	0.607	0.480	0.405	0.370	0.352	0.328	0.313	0.304	0.292	0.303
2006	0.563	0.444	0.392	0.370	0.348	0.334	0.315	0.303	0.303	0.296
2007	0.544	0.452	0.391	0.362	0.337	0.323	0.317	0.305	0.295	0.289
2008	0.536	0.445	0.395	0.360	0.342	0.322	0.322	0.319	0.298	0.278
2009	0.545	0.439	0.392	0.362	0.331	0.325	0.309	0.306	0.285	0.294
2010	0.575	0.425	0.379	0.351	0.337	0.317	0.313	0.305	0.291	0.294
2011	0.526	0.457	0.391	0.358	0.331	0.320	0.301	0.303	0.297	0.294
2012	0.557	0.426	0.386	0.343	0.325	0.302	0.303	0.298	0.298	0.294
2013	0.567	0.454	0.382	0.353	0.319	0.304	0.312	0.306	0.298	0.294

(B)	M - MÉTHODE DE CHARNOV *ET AL.* (2013)									
ANNÉE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1968	0.664	0.487	0.410	0.377	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1969	0.664	0.487	0.410	0.377	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1970	0.664	0.487	0.410	0.377	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1971	0.664	0.487	0.410	0.377	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1972	0.664	0.487	0.410	0.377	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1973	0.843	0.487	0.410	0.377	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1974	0.593	0.505	0.410	0.377	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1975	0.599	0.483	0.414	0.377	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.296
1976	0.579	0.474	0.420	0.378	0.354	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1977	0.706	0.486	0.416	0.384	0.371	0.335	0.322	0.309	0.302	0.295
1978	0.759	0.485	0.404	0.382	0.363	0.358	0.322	0.309	0.302	0.295
1979	0.612	0.487	0.399	0.371	0.359	0.346	0.355	0.309	0.302	0.295
1980	0.627	0.426	0.407	0.373	0.348	0.340	0.332	0.340	0.302	0.295
1981	0.729	0.393	0.361	0.350	0.330	0.322	0.318	0.310	0.325	0.295
1982	0.688	0.409	0.351	0.335	0.318	0.308	0.309	0.305	0.303	0.314
1983	0.553	0.411	0.354	0.328	0.319	0.310	0.297	0.296	0.298	0.293
1984	0.638	0.454	0.384	0.337	0.315	0.307	0.306	0.294	0.293	0.293
1985	0.601	0.407	0.411	0.362	0.335	0.310	0.302	0.298	0.292	0.289
1986	0.585	0.457	0.379	0.378	0.351	0.324	0.294	0.293	0.283	0.288
1987	0.532	0.454	0.403	0.369	0.359	0.330	0.309	0.292	0.283	0.281
1988	0.543	0.419	0.389	0.366	0.351	0.336	0.313	0.297	0.287	0.283
1989	0.590	0.448	0.376	0.360	0.342	0.325	0.326	0.307	0.293	0.277
1990	0.493	0.453	0.388	0.349	0.333	0.326	0.318	0.312	0.299	0.295
1991	0.518	0.436	0.394	0.358	0.334	0.324	0.316	0.306	0.304	0.289
1992	0.581	0.462	0.397	0.374	0.350	0.332	0.325	0.310	0.309	0.305
1993	0.566	0.471	0.415	0.377	0.362	0.342	0.327	0.318	0.309	0.309
1994	0.509	0.428	0.407	0.377	0.345	0.347	0.328	0.312	0.305	0.307
1995	0.549	0.443	0.399	0.378	0.360	0.334	0.333	0.321	0.309	0.297
1996	0.554	0.450	0.392	0.363	0.354	0.340	0.324	0.318	0.306	0.300
1997	0.554	0.443	0.394	0.360	0.342	0.337	0.326	0.305	0.308	0.300
1998	0.563	0.461	0.397	0.358	0.337	0.325	0.313	0.312	0.304	0.300
1999	0.569	0.479	0.407	0.364	0.339	0.327	0.311	0.312	0.308	0.309
2000	0.574	0.454	0.412	0.371	0.340	0.323	0.311	0.300	0.303	0.305
2001	0.583	0.476	0.401	0.375	0.345	0.326	0.312	0.308	0.296	0.293
2002	0.575	0.492	0.425	0.374	0.354	0.330	0.318	0.308	0.299	0.304
2003	0.554	0.464	0.430	0.391	0.357	0.334	0.323	0.313	0.300	0.314
2004	0.587	0.474	0.420	0.393	0.363	0.339	0.324	0.316	0.301	0.320
2005	0.620	0.499	0.426	0.391	0.374	0.350	0.335	0.326	0.314	0.325
2006	0.569	0.464	0.413	0.391	0.370	0.356	0.337	0.325	0.325	0.318
2007	0.560	0.471	0.412	0.383	0.359	0.345	0.339	0.327	0.317	0.311
2008	0.553	0.465	0.416	0.381	0.364	0.345	0.344	0.341	0.327	0.300
2009	0.561	0.460	0.413	0.383	0.353	0.347	0.331	0.328	0.307	0.316
2010	0.590	0.446	0.401	0.373	0.359	0.339	0.335	0.327	0.313	0.316
2011	0.544	0.476	0.412	0.380	0.353	0.342	0.323	0.325	0.319	0.316
2012	0.573	0.447	0.408	0.365	0.347	0.324	0.325	0.320	0.320	0.316
2013	0.583	0.473	0.403	0.375	0.341	0.326	0.334	0.328	0.320	0.316